Aus dem Zoologischen Institut der Universität Köln
(Direktor: Prof. Dr. O. Kuhn)

Über die Körpergröße der Gebirgs- und Flachlandpopulationen einiger Laufkäfer *(Carabidae)*

Von
H. U. THIELE und H. KIRCHNER

(Mit 5 Abbildungen)

Einleitung

Beim Vergleich umfangreicher Fangserien von *Pterostichus vulgaris* L. aus der näheren Umgebung von Köln und aus dem Bergischen Land bemerkten wir einen augenfälligen Unterschied in der Körpergröße bei den beiden Populationen. Die aus dem Flachland bei Köln stammenden Tiere schienen deutlich länger zu sein als die aus dem Bergischen Lande. Später machten wir die gleiche Feststellung an einem allerdings kleineren Material der Art *Pterostichus madidus* Fabr.

Es stellte sich die Frage, ob die beobachteten Unterschiede in der Körpergröße der untersuchten Populationen statistisch real sind und welche Ursachen die bei mehreren Arten gleichsinnig festzustellende Abnahme der Körpergröße mit der Höhenlage haben könnte.

Zur Abrundung des gewonnenen Bildes untersuchten wir uns zugängliches Material aus verschiedenen Sammlungen, um einerseits die Größenverhältnisse in anderen Gebieten und Höhenlagen (Hochgebirge) kennenzulernen und andererseits wenigstens einen ersten Überblick über eine eventuelle Abhängigkeit der Körpergröße von der Höhenlage bei einigen weiteren Carabiden-Arten zu erhalten.

Material und Methode

Das Material der Art *Pterostichus vulgaris* L. wurde bei quantitativen biozönotischen Untersuchungen in Barber-Fallen erbeutet, die mit 4prozentigem Formol beschickt waren. Die Flachlandpopulation stammt von mehreren Gemüsefeldern bei Widdersdorf, 8 km westlich von Köln. Die Höhenlage dieses Gebietes beträgt etwa 55 m über N.N.; die Böden bestehen aus Löß.

Die Tiere aus dem Bergischen Land wurden an drei Standorten nordwestlich von Wuppertal-Elberfeld an Feldrändern und Hecken erbeutet. Durch Markierungsversuche wurde nachgewiesen, daß es sich bei den *P. vulgaris* der Hecken und Feldränder nur um Zuwanderer von Kulturfeldern und nicht um eine eigene, hier bodenständige Population handelt. Die Höhenlage dieses Gebietes beträgt 200 bis 275 m über N.N. Die Lehmböden dieser Standorte sind aus Tonschiefern des Oberdevon und Unterkarbon hervorgegangen. Die untersuchten Standorte bei Köln und bei Wuppertal stimmen in Bodentyp und Art der landwirtschaftlichen Kultur im Prinzip überein. Die beiden Lebensräume unterscheiden sich also im wesentlichen nur durch die Höhenlage und die damit zusammenhängenden (insbesondere klimatischen) Faktoren. Beide Fangserien stammen aus der gleichen Vegetationsperiode. Die Kölner Tiere wurden in der Zeit von August bis Oktober 1956 erbeutet, die von Wuppertal in der Zeit von April bis September 1956. An Material aus dem Hochgebirge und aus höchsten Mittelgebirgslagen standen uns Tiere aus der Sammlung Rüschkamp des Zoologischen Instituts der Universität Köln und der Coleopterensammlung des Museums Alexander Koenig [1]) in Bonn zur Verfügung (s. Tab. 1).

---

[1]) Für die freundliche Erlaubnis, Material aus der Coleopterensammlung des Museums auszuwerten, möchten wir auch an dieser Stelle danken.

Die Exemplare von *Pterostichus madidus* Fabr. wurden in Köln zusammen mit *P. vulgaris* an dem oben beschriebenen Standort gefangen. Im Bergischen Lande ist *P. madidus* nach unseren Beobachtungen recht selten. In den sehr großen Fängen von Carabiden an den beschriebenen Standorten bei Wuppertal befanden sich nur 4 Exemplare dieser Art. Ein weiteres Exemplar wurde 1952 in einem kleinen Waldstück im Neandertal im westlichen Bergischen Land gefangen, 3 Exemplare 1953 in einem Wald bei Hohenlimburg, östlich von Hagen. Zur Ergänzung der geringen Zahl der von uns gefangenen Exemplare aus dem Mittelgebirge bearbeiteten wir westdeutsches Mittelgebirgsmaterial aus den oben erwähnten Sammlungen (Tab. 1).

Eine orientierende Untersuchung der Größenverhältnisse nahmen wir noch bei *Abax ater* Villers. und *Agonum assimile* Payk. vor. Im Gegensatz zu den beiden *Pterostichus*-Arten handelt es sich bei diesen um Waldtiere. Für diese Untersuchung stand uns eigenes Material aus dem Mittelgebirge (vom oben beschriebenen Standort bei Wuppertal) zur Verfügung. Im Gegensatz zu *P. vulgaris* handelt es sich bei diesen beiden Arten um bodenständige Populationen der Hecken. Flachlandmaterial von *A. ater* fingen wir im Naturschutzgebiet „Krickenbecker Seen" (bei Venlo im niederrheinischen Grenzgebiet). Im übrigen wurde von diesen beiden Arten wieder Material aus den beiden genannten Sammlungen ausgewertet (Tab. 1).

Durch das Liegen in Formol kommt es mitunter zu einer Quellung der weniger chitinisierten Teile. Mit Rücksicht darauf, daß ein großer Teil des ausgewerteten Materials in Barber-Fallen mit Formol als Fangflüssigkeit gefangen worden war, schien es unzweckmäßig, die Gesamtlänge der Tiere zu messen. Wir zogen es vor, einen stark chitinisierten, durch die Fangmethode keinesfalls in seiner Länge beeinflußten Teil des Körpers zu messen und wählten hierfür die Länge der rechten Elytre von der Spitze bis zur Querfurche an der Basis der Flügeldecke. Diese Strecke wurde mit einem feststellbaren Stechzirkel abgegriffen und die abgegriffene Strecke mit einer Schublehre gemessen. Die Messungen wurden auf $^{1}/_{10}$ mm genau ausgeführt. Zur Kontrolle durchgeführte Messungen (je 10 Bestimmungen an 10 Tieren) ergaben, daß im allgemeinen nur mit einem Meßfehler von $\pm\, ^{2}/_{10}$ mm zu rechnen ist. Da die Meßergebnisse in Klassen mit einem Spielraum von $^{5}/_{10}$ mm zusammengefaßt wurden, konnte die erzielte Meßgenauigkeit als ausreichend betrachtet werden.

Nach Rensch (1943) sind die Proportionen bei Carabiden von unterschiedlicher Körpergröße nicht gleich, das heißt auch die Elytrenlänge hat kein konstantes Verhältnis zur Gesamtlänge des Körpers. Sie erschien uns trotzdem geeignet, die Gesamtgröße zu repräsentieren, da größere Proportionsverschiedenheiten bei unserem Material nicht festzustellen waren (Abb. 1).



Abb. 1. Unterschiedliche Körperlänge bei Carabiden aus verschiedenen Höhenlagen. Obere Reihe: *Pterostichus vulgaris* L., mittlere Reihe: *Pterostichus madidus* Fabr., untere Reihe: *Abax ater* Villers. Links Hochgebirgstiere, Mitte Mittelgebirgstiere, rechts Flachlandtiere.

Tabelle 1

Herkunft der untersuchten Tiere

	Fundort	Höhenlage des Fundortes in m über N.N.[1]	Anzahl der Tiere
Pterostichus vulgaris	Flachland		
	Köln	55	150
	Mittelgebirge		
	Wuppertal	200—275	150
	Höchstes Mittelgebirge und Hochgebirge		
	Gaistal	800	37
	Saut du Doubs	800	1
	Mt. Pilate	1434	3
	Mt. Genèvre	1860	5
	Mt. Dore	1886	3
	Brenner-Paß	1970	5
	Rothhorn	2053	5
	Mt. Cenis	2084	7
	Gotthard-Paß	2112	1
	Furka-Paß	2176	2
	La Tournette	2357	6
Pterostichus madidus	Flachland		
	Köln	55	50
	Mittelgebirge		
	Neandertal	140	1
	Wuppertal	200—275	4
	Hohenlimburg	200	3
	Gaistal	800	7
	15 westdeutsche Standorte	300—400	35
Abax ater	Flachland		
	Köln	50	11
	Krickenbecker Seen	70	38
	Dormagen	40	1
	Mittelgebirge		
	Wuppertal	200—275	50
Agonum assimile	Flachland		
	Köln	40	20
	Bonn und Siegmündung	45	12
	Erkelenz	94	1
	Vernon s. Seine	50	9
	Paris	50	6
	Mittelgebirge		
	Wuppertal	200—275	50
	Hochgebirge		
	Modane	1800	13

[1]) Bei Sammlungstieren aus dem Hochgebirge Gipfelhöhe des als Fundort angegebenen Berges.

Ergebnis

Für *Pterostichus vulgaris* und für *Pterostichus madidus* konnte ein Unterschied in der Körpergröße zwischen Flachland- und Mittelgebirgstieren im Rheinland statistisch gesichert werden ($p < 0.001$; Abb. 1, 2 und 3, Tab. 2). Dabei erwies sich bei beiden Arten, daß die Mittelgebirgstiere eine geringere Größe hatten. Die Überprüfung von Hochgebirgstieren und solchen aus höchsten Mittelgebirgslagen bei *P. vulgaris* zeigte, daß diese wiederum statistisch gesichert ($p < 0.001$) kleiner sind als die aus dem niedrigen Mittelgebirge (Abb. 1 und 2, Tab. 2). Die größere Streuung der Länge bei den Hochgebirgstieren erklärt sich wahrscheinlich daraus, daß das Material sehr heterogen ist. Es mußten Tiere von sehr vielen Standorten aus recht verschiedenen Höhenlagen und aus verschiedenen geographischen Gebieten zusammengefaßt werden (Tab. 1). Von *P. madidus* stand Material aus Hochgebirgen nicht zur Verfügung.

Auch bei *Abax ater* war ein gesicherter ($p < 0.001$) Größenunterschied zwischen rheinischen Flachland- und Mittelgebirgstieren festzustellen (Abb. 1 und 4, Tab. 2).

Bei *Agonum assimile* war kein gesicherter Größenunterschied zwischen Flachland- und Mittelgebirgstieren nachzuweisen ($p > 0.10$). Bei einer Hochgebirgspopulation von Modane ließ sich dagegen die geringere Größe gegenüber Mittelgebirgstieren statistisch sichern ($p < 0.001$, Abb. 5, Tab. 2).

Tabelle 2

Mittelwert (M) und Streuung (s) der Elytrenlänge bei Carabiden aus verschiedenen Höhenlagen (Maße in $^{1}/_{10}$ mm)

Art	Höhenstufe	Höhe über N.N. in m	Anzahl der untersuchten Tiere	M	s
Pterostichus vulgaris	Flachland	55	150	99.8	6.00
	Mittelgebirge	200—275	150	91.2	5.60
	Hochgebirge	800—2375	75	87.5	7.05
Pterostichus madidus	Flachland	55	50	87.7	3,95
	Mittelgebirge	140—800	50	79.7	3.60
Abax ater	Flachland	40—70	50	102.0	4.03
	Mittelgebirge	200—275	50	99.0	3.65
Agonum assimile	Flachland	40—94	48	64.8	3.61
	Mittelgebirge	200—275	50	65.8	3.35
	Hochgebirge	1800	13	61.4	2.45

Diskussion der Ergebnisse

Von einigen Carabiden-Arten ist bekannt, daß sie im Hochgebirge durch besonders kleine Formen vertreten sind. Man kennt solche Formen von *Abax ater* aus den Alpen, von *Pterostichus nigrita* F. auch aus den höchsten Lagen der Mittelgebirge (Brocken, Thüringer Wald; Horion 1939). Holdhaus (1929) gibt hierzu an: „Einige auch in der Ebene lebende Arten (z. B. *Carabus arvensis* Hbst., *Carabus violaceus* L., *Carabus convexus* F.,

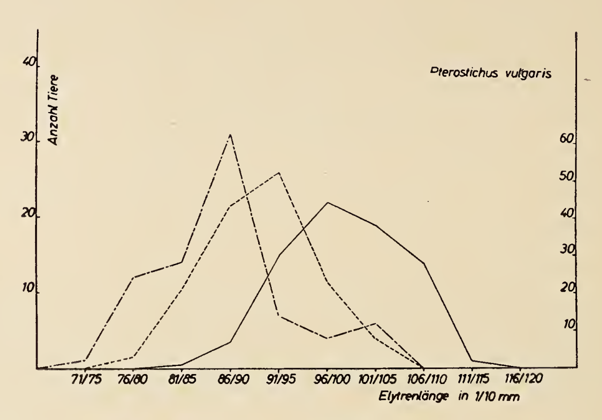


Abb. 2. Verteilung der Elytrenlängen bei Populationen von *Pterostichus vulgaris* L. aus dem Hochgebirge (—·—·—·—; n = 75, linker Ordinatenmaßstab), Mittelgebirge (- - - - - - - - - - - -; n = 150, rechter Ordinatenmaßstab) und Flachland (————————; n = 150, rechter Ordinatenmaßstab).

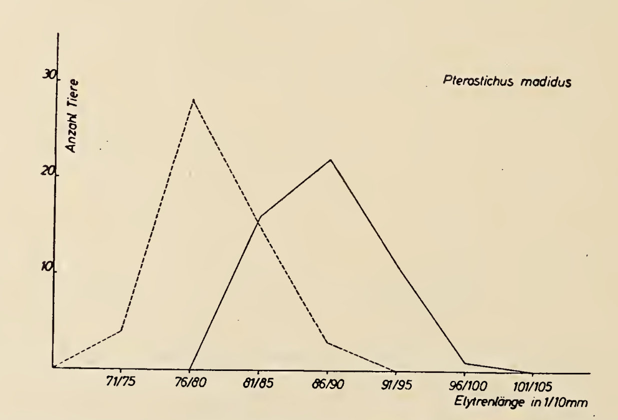


Abb. 3. Verteilung der Elytrenlängen bei *Pterostichus madidus* Fabr. aus Mittelgebirge (- - - - - - - - - - - -; n =50) und Flachland (————————; n = 50).

Cychrus rostratus L., *Chrysomela marginata* L.) haben in dem Areal oberhalb der Baumgrenze besondere Hochgebirgsrassen ausgebildet, die sich, neben anderen Merkmalen, zum Teil auch durch geringere Größe von den in der Ebene lebenden Formen unterscheiden. *Cychrus rostratus pygmaeus*

Chand. aus den Alpen und Karpathen und *Carabus violaceus Neesi* Hopp. aus den Hochalpen von Tirol und Kärnten sind solche charakteristischen Zwergrassen."

Rensch (1943) erwähnt von folgenden *Carabus*-Arten eine Verringerung der Körpergröße bei Gebirgsrassen: *Carabus arvensis, intricatus, violaceus, cancellatus, auronitens, ullrichi* und *convexus*.

Solche Kleinformen von Arten sind unseres Wissens bisher nur aus Hochgebirgen oder den höchsten Lagen der Mittelgebirge bekannt geworden. Es ist daher überraschend, daß im Bergischen Lande bereits in Höhenlagen von 200—300 m Formen auftreten, die bedeutend kleiner sind als die Vertreter der gleichen Arten im unmittelbar benachbarten Flachland.

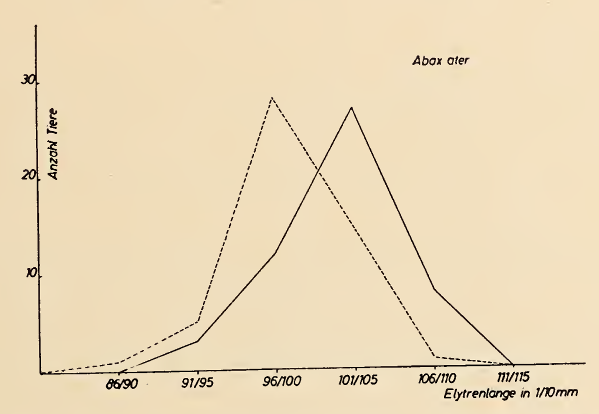


Abb. 4. Verteilung der Elytrenlängen bei *Abax ater* Villers, aus Mittelgebirge (- - - - - - - - - - - -; n = 50) und Flachland (————————; n = 50).

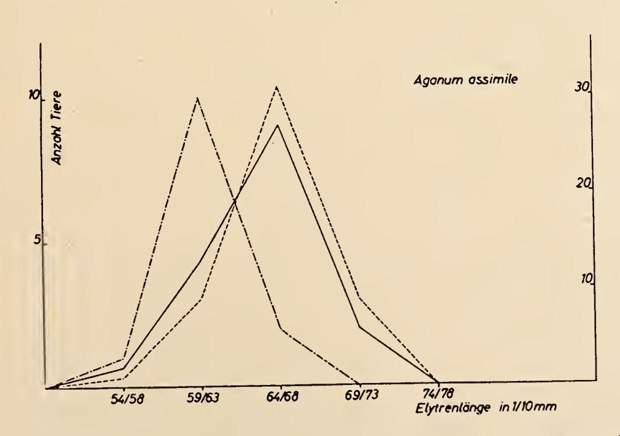


Abb. 5. Verteilung der Elytrenlängen bei *Agonum assimile* Payk. aus Hochgebirge (—·—·—·—; n = 13, linker Ordinatenmaßstab), Mittelgebirge (- - - - - - - - - - - -; n = 50, rechter Ordinatenmaßstab) und Flachland (————————; n = 48, rechter Ordinatenmaßstab).

Eine Verringerung der Körpergröße in so geringer Höhenlage ist bisher nicht festgestellt worden.

Allerdings hat das Bergische Land deutlich montane Eigenart, die sich zum Beispiel in einem beträchtlichen Klimaunterschied gegenüber dem rheinischen Flachland ausprägt. Zwar ist das Jahresmittel der Temperatur wie auch das der einzelnen Monate nur jeweils etwa 1^0 niedriger als das von Köln. Die Niederschläge sind jedoch fast doppelt so hoch (1147 mm bei Wuppertal-E. gegenüber 696 mm bei Köln). Die Zahl der Schneetage beträgt bei Wuppertal-E. 34.8, bei Köln 23.2 im Jahresmittel. Für die Frosttage verhalten sich die Zahlen wie 56.9 zu 44.3. Die mittleren Extremwerte für Spät- und Frühfröste liegen wie folgt:

	Wuppertal-E.	Köln
Letzter Spätfrost	15. 4.	28. 3.
Erster Frühfrost	3. 11.	14. 11.

(aus: Klimakunde des Deutschen Reiches 1939).

Die vorliegenden Ergebnisse deuten darauf hin, daß eine Veränderung der Körpergröße mit der Höhenlage (und zwar auch im niedrigen Mittelgebirge) bei Carabiden eine verbreitete Erscheinung ist. Sie wurde bei ökologisch sehr verschiedenen Typen (Feld- und Waldbewohnern) aus mehreren Gattungen festgestellt.

Die Abnahme der Körpergröße mit der Höhenlage läßt sich vielleicht mit zunehmender Entfernung der Arten von ihrem klimatischen Optimum erklären. Es würde dann auch verständlich, warum *Agonum assimile* im Mittelgebirge keine Größenreduktion zeigt. Diese Art besitzt im Vergleich zu den anderen untersuchten Formen einen wesentlich niedrigeren Vorzugstemperaturbereich (9—13^0, *Abax ater* 7—25^0, *Pterostichus vulgaris* 8—28^0) [1]). Sie dürfte sich daher im Bergischen Land und im Mittelgebirge überhaupt noch im klimatischen Optimum befinden, während sich dieser Standort bei den anderen Arten bereits etwas vom Optimum entfernt, wenn auch nicht so stark wie das Hochgebirge. Dort liegen die Lebensbedingungen selbst für *Agonum assimile* so weit außerhalb des Optimums, daß auch bei dieser Art eine Größenreduktion eintritt.

Die hier vorgetragene Auffassung einer klimatischen Bedingtheit der Größenabnahme gewinnt an Wahrscheinlichkeit durch die Deutung, die Rensch (1932) seinen Befunden an Schnecken gegeben hat. Rensch stellte bei zahlreichen Arten fest, daß die Schale im klimatisch optimalen Teil des Verbreitungsgebietes am größten ist und von dort aus in Richtung auf klimatisch weniger günstige Gebiete an Größe abnimmt.

Auch bei *Carabus*-Arten treten in Europa die größten Rassen jeweils im klimatisch optimalen Teil des Verbreitungsgebietes auf (Rensch 1943). Bei *Carabus* handelt es sich nach den Befunden von Rensch um genetisch bedingte Unterschiede. Innerhalb dieser Rassen bestehen bei *Carabus*-Arten nur geringe klimaparallele Größenvariationen, „die aber nur durch Messung größerer Serien erkennbar werden und von den Systematikern bisher überhaupt nicht beachtet wurden" (Rensch 1943).

[1]) eigene vorläufige Ergebnisse, deren Veröffentlichung später erfolgt.

Um einen solchen geringen Größenunterschied handelt es sich in den vorliegenden Fällen. Nur durch den Fang großer Serien der einzelnen Populationen in Barber-Fallen konnte der geringe Größenunterschied zwischen rheinischen Flachland- und Mittelgebirgstieren erkannt werden. Hierin liegt ein weiterer Wert der Anwendung dieser Fallen, deren Bedeutung für verschiedene andere Arbeitsgebiete schon von Stammer (1948), Tretzel (1955) und Heydemann (1956) hervorgehoben wurde.

Ob die von uns beobachteten Größenunterschiede modifikatorisch bedingt oder genetisch fixiert sind, kann einstweilen nicht entschieden werden. Die angegebenen Klimadaten lassen aber eine verschiedene Beeinflussung der Larvalentwicklung im Mittelgebirgsraum des Bergischen Landes und in der Rheinebene bei Köln als durchaus möglich erscheinen. Die geringere Größe der Imagines könnte dann durch eine Verzögerung des Larvenwachstums und eine Verkürzung der für das Wachstum verfügbaren Zeit im rauheren Klima des Mittelgebirges bedingt sein.

Zusammenfassung

1. Mittelgebirgstiere der Carabiden-Arten *Pterostichus vulgaris, P. madidus* und *Abax ater* zeigen gegenüber Flachlandtieren im Rheinland eine geringere Körpergröße.

2. Hochgebirgstiere von *P. vulgaris* haben eine noch geringere Körpergröße als die untersuchten Mittelgebirgstiere.

3. Bei *Agonum assimile* sind Tiere aus dem Mittelgebirge von solchen aus dem Flachland in der Größe nicht verschieden. Hochgebirgstiere zeigen dagegen wieder eine Größenreduktion.

4. Die Abnahme der Körpergröße mit der Höhenlage scheint eine bei Carabiden verbreitete Erscheinung zu sein, da sie bei Arten aus mehreren Gattungen und mit verschiedenen ökologischen Ansprüchen zu beobachten ist.

5. Es wird vermutet, daß die Abnahme der Körpergröße der Carabiden mit der Höhenlage durch zunehmende Entfernung vom klimatischen Optimum bedingt ist. Daß *Agonum assimile* im Mittelgebirge keine Größenreduktion zeigt, ließe sich dann durch die vergleichsweise niedrige Vorzugstemperatur der Art erklären. Es ist anzunehmen, daß *A. assimile* sich dadurch im Gegensatz zu den anderen untersuchten Arten im Mittelgebirge (nicht jedoch im Hochgebirge) noch im klimatischen Optimum befindet.

Schrifttum

Heydemann, B. (1956): Über die Bedeutung der „Formalinfallen" für die zoologische Landesforschung. Faun. Mitt. Norddeutschland. H. 6.

Holdhaus, K. (1929): Die geographische Verbreitung der Insekten. In: Schröder, Handbuch der Entomologie 2.

Horion, A. (1941): Faunistik der Deutschen Käfer 1: Adephaga — Caraboidea. Düsseldorf.

Klimakunde des Deutschen Reiches. Berlin 1939.

Rensch, B. (1932): Über die Abhängigkeit der Größe, des relativen Gewichtes und der Oberflächenstruktur der Landschneckenschalen von den Umweltsfaktoren. Z. Morph. Ökol. Tiere 25.

— (1943): Studien über Korrelation und klimatische Parallelität der Rassenmerkmale von Carabus-Formen. Zool. Jb. (Syst.) 76.

Stammer, H. J. (1948): Die Bedeutung der Äthylen-Glycol-Fallen für tierökologische und -phänologische Untersuchungen. Verhandl. Deutsch. Zool.

Tretzel, E. (1955): Technik und Bedeutung des Fallenfanges für ökologische Untersuchungen. Zool. Anz. 155.

Anschrift d. Verf.: Dr. H.-U. Thiele und H. Kirchner, Köln-Lindenthal, Kerpener Straße 13, Zool. Institut der Universität.